

УДК 599.426-153(470.54)

ОПЫТ ИЗУЧЕНИЯ ИЗБИРАТЕЛЬНОСТИ ПИТАНИЯ *VESPERTILIO MURINUS* (CHIROPTERA, VESPERTILIONIDAE)

© 2020 г. Е. М. Первушина^а, *, О. Р. Гизуллина^а

^аИнститут экологии растений и животных УрО РАН, Россия 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

*e-mail: pervushina@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 16.10.2019 г.

После доработки 09.12.2019 г.

Принята к публикации 18.12.2019 г.

Ключевые слова: *Vespertilio murinus*, анализ экскрементов, световая ловушка, Среднее Зауралье

DOI: 10.31857/S0367059720050091

Согласно теории оптимальной фуражировки, для оптимизации соотношения затрат и выгод у особей в популяции формируются определенные стратегии пищедобывательного поведения и таким образом проявляется ответ популяции на изменения условий среды [1]. Одним из этапов пищедобывательного поведения является выбор хищником добычи. Как известно, этот выбор определяется целым рядом факторов, в том числе доступностью подходящих пищевых объектов в окружающей среде [2]. Проведение подобных исследований представляет интерес. В то же время влияние нестабильных условий среды и различных особенностей поведения самих животных усложняет изучение избирательности питания в природе и представляет собой технически сложную задачу, которая может быть выполнима на небольших выборках.

Ранее на территории России не исследовали избирательность питания у летучих мышей. Отечественные работы в области трофической биологии летучих мышей обычно сводятся к рассмотрению структуры рациона и сравнительному анализу рационов разных видов [3, 4 и др.]. За рубежом они более актуальны и представляют собой анализ рациона видов наряду с оценкой кормовых ресурсов [5–7 и др.].

Цель нашей работы – изучить избирательность питания летучих мышей на примере двухцветного кожана *Vespertilio murinus* Linnaeus, 1758 путем сравнения спектра питания вида и обилия его потенциальных жертв – насекомых – в окружающей среде. Интересно было выяснить, выбирают ли животные отдельные группы насекомых из массы активных ночью членистоногих или же поедают многочисленные и доступные корма.

Исследования проводили в окрестностях Научно-практического центра биоразнообразия, с. Скородумское Ирбитского р-на Свердловской обл. (57.34° с.ш., 62.43° в.д.). Территория расположена в подзоне южной тайги равнинного Среднего Зауралья [8]. Объект исследования – обычный в Среднем Зауралье перелетный вид – охотник от-

крытых пространств, который использует кормовые станции в различных биотопах.

Материал собирали в период репродуктивной активности летучих мышей в середине июля. Ранее было показано [8], что таксономическое разнообразие и численность насекомых – потенциальных жертв летучих мышей – положительно коррелирует с температурой окружающей среды. Чтобы избежать влияния большого количества факторов, материал собирали через относительно короткий временной промежуток в разные по погодным условиям даты – 11 и 16 июля 2012 г. (табл. 1). Животных отлавливали около убежища по окончании ночного кормления (с 3:00 до 5:00 ч). Через 12 ч после поимки собирали экскременты на анализ рациона для каждой особи, затем их выпускали в природу. В даты сбора во время активности летучих мышей (с 23:00 до 5:00 ч) отлавливали насекомых с помощью световой ловушки, установленной около убежища – центра охотничьей территории колонии вида в несколько километров. Использовали ловушку механического типа с ртутной лампой Philips ML (250 Вт). Данный метод работает на открытых пространствах и позволяет учесть большинство потенциальных для питания двухцветного кожана групп насекомых, объективно показывая изменение их активности [9].

Температуру воздуха и влажность измеряли с помощью электронного термогигрометра RST (Швеция).

Экскременты анализировали с помощью визуального изучения остатков насекомых. Специфика определения подробно описана нами ранее [10]. Для каждой особи случайно отбирали 5–20 экскрементов близкого размера и формы (проб). Остатки членистоногих в каждой пробе равномерно распределяли по поверхности предметного стекла (площадь 14 см²), под которое подкладывали миллиметровую бумагу, размеченную на квадраты размером 1 см² (всего 14 квадратов в пробе). Анализ проводили с помощью стереомикроскопа Olympus SZ61 в диапазоне увеличений ×40–80.

Таблица 1. Данные отлова светоловушкой и анализа экскрементов летучих мышей

Название таксона	11 июля 2012 г.			16 июля 2012 г.		
	$T = 14.6-19.6^{\circ}\text{C}$, влажность 46–65%			$T = 22.1-26^{\circ}\text{C}$, влажность 69–80%		
	светоловушка, число особей	экскременты, обилие ($M \pm m$)	экскременты, встречаемость ($M \pm m$)	светоловушка, число особей	экскременты, обилие ($M \pm m$)	экскременты, встречаемость ($M \pm m$)
Diptera (Nematocera)	1534	28.5 ± 1.3	100 ± 0	3760	10.8 ± 1.6	95 ± 0
Diptera (Brachycera)	+	0.9 ± 0.4	22.8 ± 6.8	95	0.1 ± 0.02	5.0 ± 0
Coleoptera	42	11.9 ± 1.3	94.2 ± 7.5	1823	16.7 ± 1.1	97.5 ± 1.7
Lepidoptera	351	2.1 ± 0.6	48.5 ± 10.5	362	2.4 ± 0.3	40 ± 0
Homoptera (Cicadellidae)	4	3.9 ± 0.5	65.7 ± 10.1	620	16.3 ± 0.1	97.5 ± 2.5
Homoptera (Aphididae)	–	10.3 ± 1.8	81.4 ± 7.05	3	1.4 ± 0.6	20 ± 5.0
Hemiptera	4	4.1 ± 1.5	57.1 ± 10.1	1820	4.03 ± 1.2	55 ± 5.0
Trichoptera	233	1.08 ± 0.4	22.8 ± 8.08	728	1.9 ± 0.3	37.5 ± 2.5
Neuroptera (Hemerobiidae)	–	5.4 ± 1.2	60 ± 13.3	1	4.1 ± 2.1	55 ± 20.0
Neuroptera (Chrysopidae)	–	0.4 ± 0.4	10 ± 8.4	4	2.2 ± 0.3	32.5 ± 12.5
Ephemeroptera	–	–	–	29	–	–
Hymenoptera (Ichneumonidae, Braconidae)	24	2.06 ± 0.5	42.8 ± 10.1	324	0.21 ± 0.09	7.5 ± 2.5
Acari	19	0.2 ± 0.1	14.2 ± 5.7	74	–	–
Agaricae	1	–	–	–	–	–
Неопределенные остатки	–	28.5 ± 1.3	100 ± 0	–	39.5 ± 3.3	100 ± 0
Сумма	2212			9643		

Примечание. ($M \pm m$) – среднее арифметическое и его ошибка; “+” – присутствуют в отловах без учета численности; “–” – отсутствуют.

Насекомые в пробах были представлены многочисленными мелкими фрагментами (размером 0.1 мм). Поэтому численность остатков учитывали с помощью относительной встречаемости – доли проб, в которых обнаружены остатки представителей таксона, от общего числа проб (для каждой особи) [3, 11], где одна проба – экскремент. Для оценки соотношения разных таксонов рассчитывали относительное обилие – долю квадратов (1 см^2), в которых отмечен данный таксон, от суммы квадратов для всех найденных таксонов (для каждой особи) [11]. С помощью среднего арифметического и его ошибки (см. табл. 1) определяли через критерий Стьюдента значимость результатов – насколько выборочные данные характеризуют рацион вида. Подсчет квадратов является более объективной оценкой обилия, чем обычно используемая система баллов [12]. Но остается не решенной проблема учета неопределенных остатков и фрагментов одного насекомого, возможно, распределяемого на несколько проб.

Для количественной оценки избирательности питания животных использовали индекс “элективности” Ивлева [13]:

$$E = (ri - pi)/(ri + pi),$$

где E – значение индекса; ri – усредненное относительное обилие i -того таксона среди всех таксонов насекомых, найденных в экскрементах; pi – доля того же таксона в сборах светоловушки (рис. 1). Индекс Ивлева принимает значения от -1 (абсо-

лютное избегание) до $+1$ (абсолютное предпочтение). Значения индекса, близкие к 0, означают, что не проявляется ни избегание, ни предпочтение. Дополнительно к индексу Ивлева мы оценили связь показателей с помощью коэффициента корреляции Спирмена. Значимость различий рационов вида между датами оценивали с помощью непараметрических критериев Краскела-Уоллиса и Манна-Уитни. Для расчетов использовали число квадратов на предметном стекле, занятых фрагментами таксона. В ходе анализа мы исключили неопределенные остатки, а также Acari, которые, вероятно, попадают в экскременты с остатками насекомых-хозяев.

Всего было отловлено светоловушкой около 12000 членистоногих, изучено 80 проб экскрементов: 40 проб (7 особей) – 11.07.2012 и 40 проб (2 особи) – 16.07.2012. Математическую обработку данных проводили с использованием пакета программ Statistica for Windows 6.0 и Excel.

Результаты исследований показали, что изучаемые даты различаются по обилию насекомых (см. табл. 1). Показатели температуры и влажности 11 июля были несколько ниже, чем 16 июля, и светоловушкой было отловлено небольшое количество членистоногих (2122 особи, 10 групп). Наоборот, при более комфортных погодных условиях 16 июля (температура $26-22.1^{\circ}\text{C}$, влажность 69–80%) было больше групп (14) и количество членистоногих (9653 особи), что свидетельствует

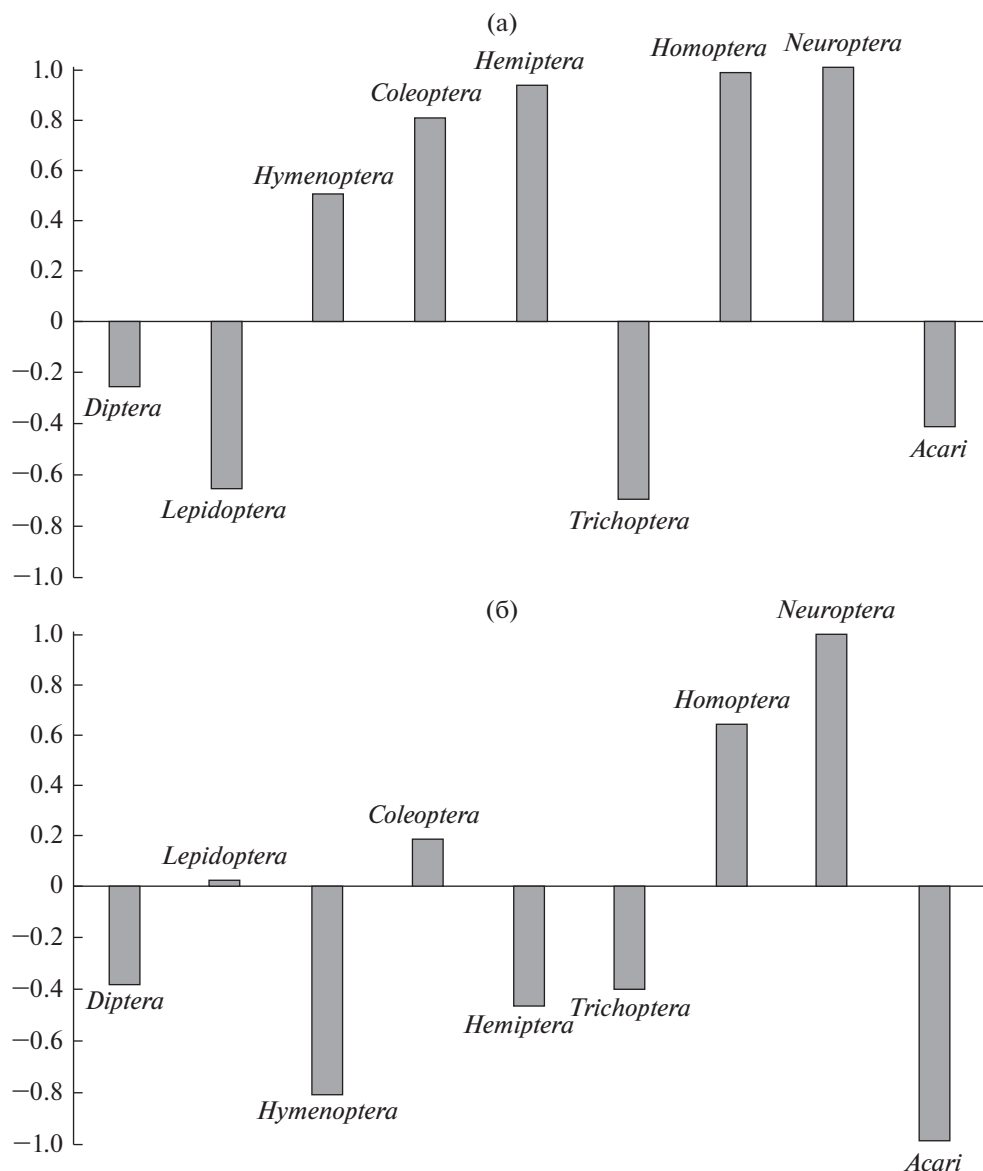


Рис. 1. Значения индекса Ивлева для 11.07.2012 (а) и 16.07.2012 (б): а – $T = 14.6\text{--}19.6^\circ\text{C}$, влажность 46–65%; б – $T = 22.1\text{--}26^\circ\text{C}$, влажность 69–80%.

об оптимальности погодных условий для их активности во вторую дату.

В питании двухцветного кожана отмечены те же группы насекомых, что и в светоловушке, за исключением Ephemeroptera (см. табл. 1). Все они являются фотоксенами, т.е. привлекаются источниками искусственного света [9]. Рацион вида в разные дни был схож по составу членистоногих, однако частоты обилия и встречаемости различались. Так, заметно снижение средних значений обилия за вторую, более “теплую дату” для Diptera (Nematocera), Hymenoptera, Homoptera (Aphididae) и увеличение частот обилия для Coleoptera и Homoptera (Cicadellidae). Показатели встречаемости за вторую дату уменьшились для Diptera (Brachycera), Homoptera (Aphididae), Hymenoptera и увеличились для Neuroptera (Chrysopidae), Но-

moptera (Cicadellidae). Следует отметить, что Neuroptera (Hemerobiidae) стабильно присутствовали в рационе всех особей, и это свидетельствует о важности данного ресурса в питании вида. Похожие данные получены польскими исследователями [12].

С учетом ошибки среднего (см. табл. 1) за “холодную дату” значимые результаты о рационе вида получены по всем кормовым группам ($p < 0.05$), а за “теплую дату” ввиду малого числа особей – только для Homoptera (Cicadellidae) и Coleoptera. Поэтому сравнение рациона двухцветного кожана за разные даты мы проводили только по этим двум группам насекомых, значимые различия ($p < 0.05$) характерны для Homoptera (Cicadellidae).

Изначально мы предполагали, что летучие мыши поедают многочисленные и доступные груп-

пы насекомых в пределах охотничьего пространства в конкретный период времени. Однако среди обильных в отловах насекомых значение в питании вида за обе даты имели только Diptera. Для этой группы индекс Ивлева демонстрирует отрицательные значения (см. рис. 1), так как доля данного корма в среде существенно превышает его долю в питании. По сравнению с ними другие членистоногие со стабильно высокой численностью (Trichoptera и Lepidoptera) как пищевые объекты незначительны. Похожие результаты по Diptera получены для средиземноморского нетопыря *Pipistrellus kuhlii* (Kuhl 1817) [11].

Кроме того, высокий уровень предпочтения двухцветным кожаном имеют немногочисленные в отловах Homoptera и Neuroptera (см. рис. 1). Для представителей отрядов Homoptera (Cicadellidae) и Neuroptera (Chrysopidae) выявлена значимая положительная связь между обилием в рационе вида и обилием в светоловушке (коэффициент корреляции $R = 0.28-0.6$, $p < 0.05$). Это свидетельствует о том, что данные кормовые объекты имеют высокий уровень предпочтения при увеличении их обилия в окружающей среде. Сюда же можно отнести и Coleoptera. Для этой группы насекомых показатели встречаемости и обилия стабильно высокие, а индекс Ивлева за обе даты положительный. В целом наши результаты согласуются с литературными данными [6, 11]. Авторами одной из работ [6] высказывается предположение, что летучие мыши избирательно поедают перечисленные группы насекомых, так как в них содержатся микроэлементы (натрий, азот, кальций, железо и калий) [14], необходимые для роста и развития млекопитающих.

Таким образом, изобилие является важным фактором, определяющим выбор летучими мышами кормовых объектов. В то же время животные поедают не только многочисленные в данный момент времени ресурсы, а выбирают определенные группы насекомых, переключаются на более широкий спектр кормов, когда численность предпочитаемых объектов питания снижена. По степени избирательности мы выделили насекомых, которые обычно присутствуют в большом количестве как в питании двухцветного кожана, так и в среде обитания, — это Diptera. Кроме того, имеются насекомые, которых летучие мыши, вероятно, поедают селективно при резком росте их обилия в окружающей среде — Coleoptera, Homoptera (Cicadellidae) и, возможно, Neuroptera (Chrysopidae). При увеличении их доли в рационе вида заметно сокращается потребление Diptera. К насекомым, в отношении которых летучие мыши проявляют избирательность независимо от численности в светоловушке, мы отнесли Neuroptera (Nemerobiidae), которые стабильно присутствуют в питании вида в небольших количествах.

Благодарим за помощь в определении насекомых сотрудников ИЭРиЖ УрО РАН Г.А. Замшину, к.б.н. А.В. Иванова, к.б.н. Н.В. Николаеву, за техническую поддержку А.А. Первушина (Свердловский областной краеведческий музей). Сбор

материала и техническое оснащение поддержаны РФФИ (проект № 12-04-31257), частично Программой фундаментальных исследований УрО РАН (№ 15-3-4-49). Интерпретация результатов выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Резникова Ж.И. Между драконом и яростью: Этологические и эволюционные аспекты межвидовых отношений животных (гипотезы и теории; хищники и жертвы). Ч. II. М.: Научный мир, 2000. 208 с.
2. Мак-Фарленд Д. Поведение животных: Психобиология, этология и эволюция. Пер. с англ. М.: Мир, 1988. 520 с.
3. Смирнов Д.Г., Вехник В.П. Экология питания и дифференциация трофических ниш рукокрылых (Chiroptera: Vespertilionidae) в пойменных экосистемах Самарской Луки // Изв. РАН. Сер. биол. 2014. № 1. С. 53–64.
4. Казаков Д.В., Махов И.А. Питание сибирского ушана (*Plecotus ognevi*) в различного типа стациях в Байкальской Сибири // Изв. Иркутского гос. ун-та. Сер. “Биология. Экология”. 2015. Т. 11. С. 32–42.
5. Jones G. Prey selection by the greater horseshoe bat (*Rhinolophus ferrumequinum*): optimal foraging by echolocation? // J. of Animal Ecology. 1990. V. 59. P. 587–602.
6. Agosta S.J., Morton D., Kuhn K.M. Feeding ecology of the bat *Eptesicus fuscus*: ‘preferred’ prey abundance as one factor influencing prey selection and diet breadth // J. Zool., London. 2003. V. 260. P. 169–177.
7. Vesterinen E.J., Ruokolainen L., Wahlberg N. et al. What you need is what you eat? Prey selection by the bat *Myotis daubentonii* // Molecular Ecology. 2016. V. 25. P. 1581–1594.
8. Первушина Е.М., Замшина Г.А., Николаева Н.В. и др. Структура потенциального энтомокомплекса в питании летучих мышей равнинного Среднего Зауралья // Сибирский экологич. журн. 2015. № 2. С. 268–279.
9. Горностаев Г.Н. Введение в этологию насекомых-фотоксенов (лёт насекомых на искусственные источники света) // Этология насекомых. Труды ВЭО. Т. 66. Л.: Наука, 1984. С. 101–167.
10. Гизуллина О.Р., Первушина Е.М. Определение фрагментов насекомых в питании двухцветного кожана в Среднем Зауралье // Вестн. Томского гос. ун-та. Биология. 2016. № 3. С. 92–106.
11. Goiti U., Vecin P., Garin I. et al. Diet and prey selection in *Kuhl's pipistrelle Pipistrellus kuhlii* (Chiroptera: Vespertilionidae) in south-western Europe // Acta Theriologica. 2003. V. 48. № 4. P. 457–468.
12. Bauerova Z., Ruprecht A. Contribution to the knowledge of the trophic ecology of the parti-coloured bat, *Vespertilio murinus* // Folia Zool. 1989. V. 38. № 2. P. 227–232.
13. Ивлев В.С. Экспериментальная экология питания рыб. М.: Пищепромиздат, 1955. 252 с.
14. Studier E.H., Sevick S.H. Live mass, water content, nitrogen and mineral levels in some insects from South-Central Lower Michigan // Comp. Biochem. Physiol. 1992. V. 103 A. № 3. P. 579–595.